

冬小麦冠层内的光分布

闫长生, 肖世和, 张秀英, 海林

(中国农业科学院作物育种栽培研究所, 北京 100081)

摘要: 快速、简便、可重复、无损伤、较经济地鉴定小麦产量有关性状对提高育种效率有重要作用。于 1998 年和 1999 年两个种植季节, 在密度为 650~ 700 万穗/hm² 的田间试验中利用数字冠层图像分析仪测定了津麦 2 号、京 411、中麦 9 号和 8017-2 等 4 个北部冬麦区代表品种的冠层内光分布参数。结果表明, 灌浆中期测定较能反映整个灌浆期的冠层光分布状况。在相似密度下的直接和散射辐射透过系数在年份间差异不显著, 而在品种间差异显著。冠层上部的消光系数与冠层下部及冠层平均消光系数呈极显著负相关。建议育种中选择冠层上部消光系数小的基因型来改良产量潜力。

关键词: 小麦; 冠层; 消光系数

中图分类号: S512.110 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2002)03-0007-07

为了鉴定出与产量潜力紧密相关的形态生理性状, 已经研究出几种方法, 其中最具有经验性的是“理想株型”概念^[1]。尽管经验的成分在作物育种中已经减少, 但它仍然是不可缺少的^[2]。实际上作物育种家已经并还将继续选择诸如成熟期、株高、粒数与粒重、穗数、叶面积、叶角度和叶功能持续期这些理想型性状^[3]。然而, 多效性、性状互补和劣等种质资源都阻碍了理想型育种的进展。Araus 等人认为, 直立叶片与叶片小穗与茎之间异速生长的可能有相关关系, 能够改变不同产量构成因素对最终产量的贡献, 使通过选择直立冠层进行产量改良变得难以操作。因此真正的挑战是鉴定出对理想型育种工作有用的性状^[4]。Araus 等讨论了单独评价与产量有关综合性状的新技术在作物育种中的应用前景。包括光谱反射特征的遥感技术、稳定性碳和氮同位素的组成、矿物质含量和其他替代技术^[4]。其中用遥感评价测定光合作用、植物生物量、总叶面积、水分状态、蒸腾等具有一定的优越性。本研究的目的是利用数字冠层图像分析仪在相似的种植密度下重新评价不同产量水平的冬小麦品种冠层内的太阳辐射分布, 旨在在北部冬麦区培育产量潜力更高的小麦新品种提供选择指标。

1 材料和方法

1.1 试验材料

选用北部冬麦区的主要推广品种津麦 2 号、京 411、中麦 9 号和 8017-2 为试验材料。它们在分蘖力、叶片大小、株高、灌浆速率、子粒大小、产量潜力等方面有遗传差异(表 1)。

收稿日期: 2001-09-01

基金项目: 973-G1998010205 和 948-971012 项目资助

作者简介: 闫长生(1965-), 男, 助理研究员, 主要从事小麦育种的研究工作。

1.2 试验设计

在北京本所试验地于 1997 ~ 1999 年两个种植年度连续进行田间试验, 前作均为大豆, 小区面积均为 15 m², 随机区组排列, 3 次重复。用奥地利产小区播种机播种, 行长

5 m, 行距 0.25 m, 每小区 12 行。播种量按品种特性(表 1)计算, 使每平方米穗数保持为 650~ 700 穗。施肥、浇水及化学防治病虫等措施按本麦区单产 8 t/hm² 的技术要求进行。成熟时取 1 m² 地上部, 风干后计算生物产量和产量成分。并用小区联合收割机按小区收割脱粒, 风干后称取子粒产量。两年的气候均属本麦区正常范围, 但 1999 年较 1998 年干旱。

1.3 光分布参数测定

两年均在灌浆期利用 CF-100 冠层图象分析仪进行冠层测量。操作时鱼镜头放在小区内地表上 1 cm 处, 天顶角划为 5 环, 角度分别为 9°, 27°, 45°, 63°和 81°。方位角划分为 4 部分, 分别为 0°~ 90°, 90°~ 180°, 180°~ 270°和 270°~ 360°。将数字图象输入计算机后用 CF-100 软件获得半球灰度图象, 可直观比较叶片分布状况并计算出有关参数—包括直接辐射透过系数(Transmission Coefficient for Radiation Penetration, TCRP)、散射辐射透过系数(Transmission Coefficient for Diffuse Penetration, TCDP)、叶面积指数(Leaf Area Index, LAI)、平均叶片倾角(Mean Leaf Inclination angle, MLA)和冠层消光系数(K)等。

1.4 统计分析

用同一小区 3 次测量的参数平均值进行统计分析。将 CF-100 软件计算的光分布参数和产量数据按试验设计输入计算机, 利用 SAS 6.10 统计软件进行方差及相关分析。

2 结果与分析

2.1 不同测定时期的冠层光分布参数差异比较

小麦叶片出鞘时一般是直立向上的, 以后逐渐展开和下垂, 冠层光分布状态是不断变化的, 因此必须掌握合适的测定时期。由于灌浆期是决定小麦产量的重要时期, 植株也已完全成型, 因此 1998 年在灌浆的初、中、后期分 3 次在小区的各相同测点进行了重复测定, 结果如表 2。从 4 个品种 3 次重复的平均值比较说明, 3 个时期的各光分布参数差异极显著。

表 2 灌浆期的冠层光分布参数

日期 (月-日)	LAI	MLA	TCDP	TCRP					K				
				9°	27°	45°	63°	81°	9°	27°	45°	63°	81°
05- 06	2.665	35.035	0.150	0.427	0.243	0.112	0.043	0.013	0.814	0.828	0.866	1.011	2.250
	A	A	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A
05- 13	2.497	34.243	0.119	0.361	0.184	0.087	0.034	0.011	0.767	0.785	0.836	1.005	2.199
	AB	A	B	AB	B	B	AB	A	AB	AB	AB	AB	AB
05- 26	2.267	28.216	0.111	0.326	0.182	0.075	0.025	0.044	0.755	0.774	0.830	0.997	1.978
	B	B	B	B	B	B	B	A	B	B	B	B	B

注: 不同字母表示 0.01 水平差异显著(LSD 测验, SAS 6.10)

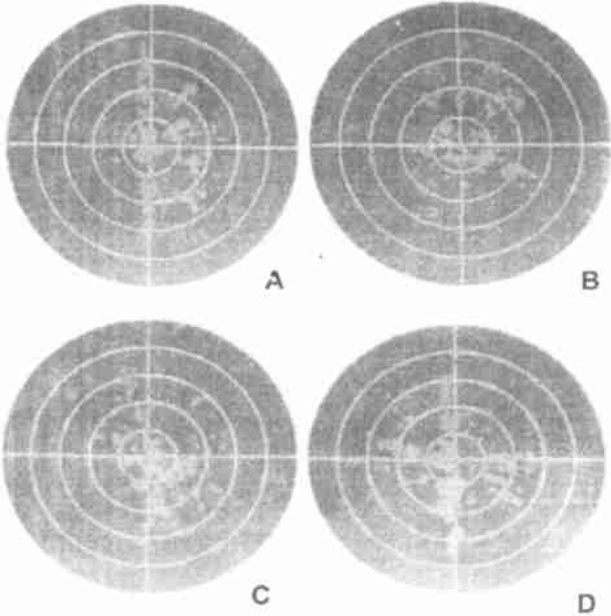
但是 5 月 13 日的 13 个光分布参数平均值中，有 8 个分别与 5 月 6 日及 5 月 26 日的平均值差异未达极显著水平，而 5 月 6 日与 5 月 26 日的平均值之间差异均极显著。说明在灌浆中期比在其他两个时期测定能更好地反映灌浆期的实际水平。因此，1999 年的测定以及年份间各光分布参数的比较均用灌浆中期的测定数据进行。

2.2 年份间冠层光分布参数的差异

年份间差异极显著的性状有：株高、穗粒数、粒重、子粒产量、生物产量、叶面积指数、平均叶倾角、TCRP(27°)、K(9°, 27°, 45°, 63°)。而年份间差异不显著的性状有：穗数/m²、TCDP、TCRP(9°, 45°, 63°, 81°)、K(81°)。由于 1999 年前期雨水较多，因此单位面积穗数较 1998 年略多、平均叶片倾角略大；而后期大气较干旱，导致叶面积系数、株高、穗粒数和千粒重较 1998 年略低；最终形成 1999 年子粒产量和生物产量均较 1998 年略低(表 3)。产量和产量性状在年份间有波动，这在农业生产上是正常的。本研究只能控制单位面积穗数，让穗数/m² 在年份间差异不显著，使冠层光分布的调查有可比的基础。从本研究冠层光分布参数可看出，TCDP 和多数 TCRP 在年份间差异不显著，说明本研究控制单位面积穗数收到了实效，可进行光分布参数的比较。在相同密度下，消光系数主要受 LAI 和 MLA 影响，由于后二者在年份间差异显著，因此消光系数在年份间有差异也是可以理解的。

2.3 品种间冠层光分布参数的差异

分 4 个方位角计算的叶片分布比例之间的差异不显著。但从图 1 可直观地看出不同品种冠层内叶片分布状况，在彩色屏幕上绿色和蓝色部分分别为叶片和天空光斑，在黑白屏幕上叶片和天空光斑分别为深色和浅色。不同品种的冠层漏光形式不同，产量最高的品种京 411



A. 津麦 2 号 B 京 411 C. 中麦 9 号 D. 8017- 2

图 1 按 4 个方位角度划分的冬小麦品种冠层叶片分布

的冠层图像上天空光斑小、分布较均匀,说明冠层内结构较合理;中麦 9 号的冠层光分布形式与京 411 相似但漏光更多;津麦 2 号和 8017-2 的图像上都有一个条形斑,这是由于密度不够而形成的麦垄间空隙。津麦 2 号是一个多穗型品种,高产时密度可达 900 万穗/hm² 左右,本研究为了使品种间有可比性而将其控制在 680~700 万穗/hm² 之间;8017-2 曾在山东省创下 10.6 t/hm² 的高产记录,其密度为 750 万穗/hm² 左右,本研究将其控制为 670 万穗/hm² 左右;因此这两个品种产量潜力均未能充分发挥。不过,本研究目的不是比较品种的产量潜力,而是比较相同密度下的冠层结构,因此可以推断,利用冠层图象来选择高产品种,应选择其冠层图象表现光斑小而分布均匀的基因型,或者选择可使品种的冠层图象表现光斑小而分布均匀的栽培技术措施。

从表 3 也可看出品种间冠层光分布参数的差异。京 411 两年的子粒产量和生物产量均为最高,其两年的平均消光系数也最大;而两年的平均 TCRP 和 TCDP 均最小。说明较多的太阳辐射被冠层所截获利用,因而光能损失较少,亦即光能利用率较高。

表 3 冬小麦品种的冠层特性及用冠层图像分析仪测定的太阳辐射参数

年 份 品 种	1998				1999			
	津麦 2 号	京 411	中麦 9 号	8017- 2	津麦 2 号	京 411	中麦 9 号	8017- 2
株高(cm)	81. 5B	87. 4A	81. 6B	76. 8B	78. 5BC	83. 9A	81. 0AB	74. 7C
穗数(个/m ²)	687. 3	672. 7	660. 7	660. 3	695. 7	695. 3	666. 0	675. 7
穗粒数	29. 7B	31. 1AB	30. 5AB	33. 4A	24. 5C	25. 7BC	28. 4AB	30. 4A
千粒重(g)	38. 0C	43. 8B	48. 3A	39. 6C	37. 8C	40. 6B	47. 5A	38. 4C
子粒产量(g/m ²)	642. 7C	755. 3A	700. 7B	672. 7BC	622. 0C	728. 0A	694. 3B	637. 0C
生物产量(g/m ²)	1 653. 7C	1 938. 3A	1 782. 1B	1 731. 6BC	1 572. 0D	1 875. 0A	1 768. 3B	1 646. 3C
LAI	2. 35	2. 61	2. 36	2. 54	2. 18b	2. 42a	2. 30ab	2. 43a
MLA	34. 6	37. 4	35. 9	33. 6	51. 8	43. 6	45. 4	50. 1
K	9°	0. 70ab	0. 69b	0. 78a	0. 77a	0. 61ab	0. 59b	0. 64ab
	27°	0. 78	0. 72	0. 80	0. 79	0. 66	0. 61	0. 65
	45°	0. 83	0. 80	0. 84	0. 84	0. 74	0. 72	0. 74
	63°	1. 01b	1. 08a	1. 00b	1. 01b	1. 07	1. 07	1. 08
	81°	2. 23ab	2. 54a	2. 15b	2. 18ab	2. 84ab	2. 96a	2. 77ab
	\overline{X}	1. 13b	1. 17a	1. 11b	1. 12b	1. 18a	1. 19a	1. 17ab
TCDP		0. 13b	0. 12b	0. 27a	0. 13b	0. 23a	0. 15b	0. 15b
TCRP	9°	0. 45ab	0. 38c	0. 47a	0. 38ab	0. 38b	0. 44ab	0. 48a
	27°	0. 19b	0. 19b	0. 32a	0. 20b	0. 36a	0. 24b	0. 37a
	45°	0. 09b	0. 13b	0. 22a	0. 09b	0. 19a	0. 12bc	0. 11c
	63°	0. 03b	0. 04ab	0. 05a	0. 03b	0. 05	0. 02	0. 03
	81°	0. 01	0. 03	0. 01	0. 01	0. 01	0. 01	0. 01
	\overline{X}	0. 15b	0. 15b	0. 22a	0. 15b	0. 20ab	0. 17b	0. 19ab

注: 不同字母表示 0. 01 或 0. 05 水平差异显著(LSD 测验, SAS 6. 10)

2. 4 冠层内不同部位的光分布

天顶角划分出 5 个环,代表了冠层的不同部位。从角度小的环反映到测点的是来自冠层顶部的太阳辐射;而从角度大的环反映到测点的是测点两旁,即冠层下部的太阳辐射。在冠层内部,最多的太阳辐射量是来自顶部的 TCRP,而下部的 TCRP 较小,这在品种间没有差

异。但是在同一部位，尤其是冠层上部，品种间 TCRP 差异显著。1999 年这种差异与生物产量或子粒产量的相关显著，但在 1998 年差异未达统计显著水平。从表 4 可见，以 45°天顶角划分冠层上下部分，则冠层上部的消光系数与冠层下部和冠层平均的消光系数为负相关；冠层平均消光系数与冠层下部消光系数正相关；两年的结果非常一致，均达 1% 差异显著水平。这说明冠层内平均消光系数主要取决于冠层下部。在本研究中，冬小麦品种京 411 两年的冠层下部消光系数均为最大，而上部消光系数均为最小(表 3)。因此，在品种改良中，可根据这一特性选择冠层上部消光系数小的基因型或栽培技术措施，进而改良群体内的光分布状态。

表 4 小麦冠层内不同部位消光系数的相关关系

天顶角划分(环)	9°	27°	45°	63°	81°	\overline{X}
9°	1	0.971 3	0.961 2	- 0.774 2	- 0.995 6	- 0.971 3
27°	0.931 0	1	0.957 6	- 0.763 4	- 0.978 0	- 0.929 4
45°	0.905 4	0.904 1	1	- 0.761 0	- 0.960 8	- 0.902 1
63°	- 0.794 6	- 0.806 4	- 0.827 0	1	0.763 2	0.811 3
81°	- 0.992 4	- 0.954 2	- 0.932 6	0.775 6	1	0.975 6
\overline{X}	- 0.990 3	- 0.911 5	- 0.881 2	0.816 0	0.975 2	1

注：对角线上下分别是 1998 年和 1999 年的数据

3 讨论

3.1 冠层研究资料的一致性

过去对冠层的研究多采用手工测量，所获资料很多^[6,7]。其中叶面积指数定义为：总叶面积与地表之比。测量总叶面积的工作是费力而不够准确的。由于本研究采用基于光谱反射而推算的叶面积指数，虽然具有可重复性，但与过去手工测量相比，其数值偏小，因此二者不能直接进行比较。如果要将过去手工资料与本研究全自动测定资料相互进行比较，则需专门设计试验，计算出二者的数值关系。考虑到叶片重叠等对光能截获的不利因素，本研究测定的叶面积指数更具有实际意义。

叶片倾角的概念也比较含混。过去曾将穗茎上方与叶尖至叶耳连线的夹角称为叶片开张角；将穗茎上方与叶片基部挺直部分中脉间的夹角称为叶片基角；而将开张角与基角之差称为叶片披垂度^[8]。本研究中叶片倾角的概念显然包括了上面各种叶角。根据光谱反射特性难以区分上述这些角度。好在本研究所用计算机软件推算各光分布参数时采用天空为参照，而不是象过去那样比较光线强度，因此具有重复可比性。

3.2 高产品种冠层内的光分布特点

冠层结构涉及群体光能利用、光合产物分配和库源关系等过程，与产量形成息息相关，多年来对冠层上部，特别是旗叶节以上的绿色器官与产量性状的关系，作了不少研究。较多报道认为穗大小、旗叶鞘和旗叶片性状(包括长、宽、面积、干重等)与穗部生产力有较密切的正相关。这些性状与株粒重的相关，一般说来虽有类似的趋势，但不如与穗粒重的关系那样密切；有些报道则认为没有多大相关^[9,10]。至于旗叶性状与产量的关系，多数研究表明

没有相关。出现这些情况的主要原因是穗粒重或株粒重与单位面积穗数之间经常存在着负相关,其表现程度又因基因型、环境条件和栽培管理措施而异,在栽培措施中,施肥水平、种植密度和株行距的影响更为明显。冠层中光合面积大小与穗粒重常有正相关,但更重要的是绿色面积持续期的长短。近年来对叶角、叶姿的效应也有一些研究。多数认为直叶型植株下部叶片光合作用比披叶型强,叶片衰老慢,这在叶面积指数值大时尤为明显,所以高产品种的直立叶比重大。但是,达到光能的充分截获更为重要,在叶面积较小时,只有适度倾斜的叶片才能达到最好的光能截获。小麦在子粒灌浆期间完全暴露在强太阳辐射下,当叶片逐渐衰老和被穗子遮挡时,极端直立的叶片似乎没有多大益处,这与玉米和水稻不同。对水稻来说,不仅上部直立叶的确提供了产量优势,而且某些同时有直立和卷曲叶子的品系也具有较高的辐射利用效率、较大的作物生长速率和较高的产量。Araus 等发现,在产量水平为 6.5 t/hm^2 时,直立叶不存在优越性^[4]。这种优势只有在较高产量水平时才会表现^[11, 12]。考虑到在高产水平下直立叶冠层对增加碳供应优越性的不同看法,努力培育短、直立旗叶的冠层似乎是有理由的。改良光合速率也应该转换成较高的子粒产量和生物产量。但是,几乎没有证据表明,在基因型间选择较高光合作用会导致产量增加^[11]。因此改良冠层的光能截获是增加产量的重要途径。

3.3 冠层图像分析在农作物生产中的应用

常规育种项目基本上依赖于直接选择。由于产量性状的特殊性,它实际上限制了育种进展。产量是一个受多基因控制的性状,受环境影响很大,只能在育种项目较后代中作为一个选择指标。由于凭借经验选择培育高产品种的育种项目逐渐需要更大的规模和更多的经费,因而设想要应用更多的分析技术,其中更深入地了解某些生理性状与产量的关系及其对环境的反应,也许能提高选择的有效性^[11]。在分析方法上,要应用产量性状的替代指标(也就是一组测试筛选标准),这在育种早期阶段尤其如此。尽管提出了很多替代指标,但已应用于对产量直接选择的还极少。在欧洲应用多项选择指标是这方面的一个例子^[13]。虽然这种方法的理论框架似乎合理,但即使不在所有的世代中应用这种方法,也需要大量的工作时间,只有经费最雄厚的育种项目才负担得起。另外这种方法的严重不足可能是其具有很强的经验性质。因此,即使不存在多效性负效应,大多数性状将成为次要性状(因为它们既不是累加的,也不是独立的),并且可能的获益不能补偿所付出的努力。

因此,为提高育种效率,有必要开发可靠的筛选技术。假定性状有足够的可遗传的变异,且所有的筛选试验必须满足其他几个先决条件^[12, 11]。可归纳为两点,第一个先决条件是生理学的,在田间条件下被评价的性状与产量之间必须有明显的遗传相关;第二个是有关技术方面的,性状的筛选必须简便、快速、花费少、比筛选产量本身更为方便。冠层图像分析显然能满足这两个条件。

参考文献:

- [1] Donald C M. The breeding of crop ideotype[J]. Euphytica, 1968, 17: 385-403.
- [2] Sedgely R H. An appraisal of the Donald's ideotype after 21 years[J]. Field Crops Research, 1991, 26: 93-112.

- [3] Rusmusson D C. A breeder's experience with ideotype breeding[J]. Field Crop Research, 1991, 26: 191– 200.
- [4] Araus J L, Reynolds M P, Acevedo E. Influence of leaf posture on grain yield and its components, crop growth pattern, leaf structure and carbon isotope discrimination in wheat[J]. Crop Science, 1993, 33: 1273– 1279.
- [5] Reynolds M P, Rajaram S, Sayre K D. Physiological and genetic changes of irrigated wheat in the post-green revolution period and approaches for meeting projected global demand[J]. Crop Science, 1999, 39: 1611– 1621.
- [6] 赵双宁, 李 培, 曾浙荣, 等. 北京地区冬小麦品种冠层结构的研究[J]. 作物学报, 1986, 12(4): 217– 224.
- [7] 胡延吉, 兰进好, 赵坦方, 等. 不同穗型的两个冬小麦品种冠层结构及光合特性的研究[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 905– 912.
- [8] 魏雯中, 吴兆苏, 吴纪民, 等. 小麦株型结构分析与产量育种咨询系统[M]. 南京: 东南大学出版社, 1991.
- [9] Evans L T. Crop Evolution, Adaptation and Yield[M]. Cambridge: Cambridge Univ Press, 1993.
- [10] Evans L T, Fischer R A. Yield potential: its definition, measurement, and significance[J]. Crop Science, 1999, 39: 1544– 1551.
- [11] Austin R B. Augmenting yield-based selection[A]. In: Hayward M D, Bosermark N O, Romagosa I. Plant Breeding: Principles and Prospects[M]. London: Chapman and Hall, 1993. 391– 405.
- [12] Austin R B. Yield of wheat in the United Kindom: Recent advances and projects[J]. Crop Science, 1999, 39: 1604– 1610.
- [13] Acevedo E, Fereres E. Resistance to abiotic stresses[A]. In: Hayward M D, Bosermark N O, Romagosa I. Plant Breeding: Principles and Prospects[M]. London: Chapman and Hall, 1993. 406– 421.

Distribution of Solar Radiation in Winter Wheat Canopy

YAN Chang-sheng, XIAO Shi-he, ZHANG Xi-ying, HAI Lin

(Institute of Crop Breeding and Cultivation, China Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: To enhance the effectiveness of routine breeding, it is important to evaluate simply, quickly, repeatedly, non-devastatingly and less expensively the characteristics related to yield. Field studies were conducted in 1998 and 1999 to investigate solar radiation distribution in the canopies of four leading varieties: Jinmai 2, Jing 411, Zhongmai 9 and 8017-2, with a digital plant canopy imager. The results showed that the middle of filling stage was a suitable period to evaluate solar radiation distribution in wheat canopy. In the different canopies with similar plant density, ranges 6.5– 7.0 million spikes per ha, the yearly radiations of transmission coefficients for radiation penetration(TCRP) and TCDP were not significant. However, the differences between varieties are significant. A negative correlation is found between the extinction coefficient(K) in upper part of canopy and that in the lower part, and that in canopy average. It is suggested that the genotype with less K value in upper part of canopy should be selected in wheat breeding.

Key words: Wheat; Canopy; Extinction coefficient